

鸢尾 (*Iris* L.) 叶片取向与其光合特性及光抑制的关系

张 健^{1,2}, 张金政¹, 姜闯道^{1,*}, 李志强³, 石 雷¹, 李振宇¹

(1. 中国科学院植物研究所, 北京 100093; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 3. 北京市农业职业技术学院, 北京 102442)

摘要:通过气体交换、叶绿素荧光、反射光谱等方法,研究了鸢尾叶片取向对植株光合特性及光抑制的影响。自然状态下,鸢尾的叶片不同取向影响植株对光能的截获;叶片净光合速率 P_n 与光合有效辐射 PAR 呈极显著相关;东西取向叶片的 P_n 要大于南北取向。南北取向的植株中叶片叶绿素 (Chl a 和 Chl b), 类胡萝卜素 (Car) 含量略高于东西取向。日进程中,各取向的叶片在一天中均没有发生明显的光抑制。相对于东西取向的植株,南北取向植株发生了明显的倾斜;在两种取向的植株中,叶片东侧和南侧的光化学反射指数 (PRI) 下调幅度较大; PRI 的变化量 (ΔPRI) 大小依次为:东侧 > 南侧 > 西侧 > 北侧。鸢尾植株取向改变了叶片倾斜角度,两者共同导致光能截获减小;同时,叶片光能利用效率下调和叶黄素循环增强,这可能是不同取向植株均未发生严重光抑制的原因。

关键词:鸢尾;叶片取向;光合作用;光抑制;叶绿素荧光;叶黄素循环

文章编号:1000-0933(2008)08-3637-07 中图分类号: 文献标识码:A

Effects of leaf orientation on photosynthetic characteristics and photoinhibition in *Iris* L. seedlings

ZHANG Jian^{1,2}, ZHANG Jin-Zheng¹, JIANG Chuang-Dao^{1,*}, LI Zhi-Qiang³, SHI Lei¹, LI Zhen-Yu¹

1 Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Beijing Vocational College of Agriculture, Beijing 102442, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 3637 ~ 3643.

Abstract: Gas exchange, chlorophyll a fluorescence kinetics and reflectance spectroscopy were investigated to explore photosynthetic characteristics and photoinhibition in *Iris* L. seedling leaves. Leaf orientation had a great influence on the irradiance interception of leaves under natural conditions. Net photosynthetic rate (P_n) in *Iris* L. seedling leaves was linearly correlated with photosynthetic active radiation (PAR). Leaves grown with east-west orientation had a higher P_n than that in leaves grown with south-north orientation. Compared with the east-west grown leaves, the leaves grown with south-north orientation contained relatively higher chlorophyll content (Chl) and carotenoid content (Car). During daily courses, no serious photoinhibition was induced in leaves with all orientations. Interestingly, the south-north grown leaves showed a more noticeable incline than the east-west grown leaves. In addition, photochemical reflectance index (PRI) in

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30770223);中国科学院知识创新重要方向性资助项目(KSCX2-YW-N-52, KSCX2-YW-N-044 和 KSCX2-YW-N-44-03);国家科技部资助项目(2006BAD26B0101 和 200649101002)

收稿日期:2008-01-23; **修订日期:**2008-05-25

作者简介:张健(1984~),男,河北人,硕士,主要从事植物生理生态研究. E-mail: zhj1413307@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jcdao@ibcas.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30770223), the Knowledge Innovation Engineering of Chinese Academy of Sciences (No. KSCX2-YW-N-52, KSCX2-YW-N-044 and KSCX2-YW-N-44-03) and the Projects of the Ministry of Sciences and Technology of China (No. 2006BAD26B0101 and 200649101002)

Received date: 2008-01-23; **Accepted date:** 2008-05-25

Biography: ZHANG Jian, Master, mainly engaged in eco-physiology. E-mail: zhj1413307@163.com

leaves grown with east and south orientation were significantly down regulated; changes of PRI (ΔPRI) ranked in the order of east > south > west > north. Thus, we deduced that the co-operation of leaf orientation and the incline of leaves reduce the irradiance interception of leaves in field; the down-regulation of the efficiency of light energy utilization and the strengthening of xanthophyll cycle might alleviate the photoinhibition in *Iris* L. leaves.

Key Words: *Iris* L.; leaf orientation; photosynthesis; photoinhibition; chlorophyll fluorescence; xanthophyll cycle

植物光合作用是生态系统物质和能量流动的基础,但光合作用过程也很容易受到各种环境因子的影响。因为光合作用是植物叶片将捕获的光能用于光化学反应和碳同化的过程,所以在各环境因子中光对光合作用的正常运转起着非常重要的作用。一方面,光合机构能够有效地调节光能捕获和利用,从而保障光合机构的正常运转;另一方面,当叶片捕获的激发能超过碳同化所能利用的最大范围时,会导致光合电子传递的过还原和叶绿素分子的过激发,进而产生活性氧伤害光合机构,这就是光抑制和光破坏^[1]。事实上,植物在进化过程中形成了一系列适应强光的机制^[2,3]。植物可以通过叶片运动、叶绿体排列方式的变化躲避强光^[4]。研究发现植物叶片取向直接影响其对光能的截获,进而影响其光合特性,尤其是光合作用的光抑制^[5,6]。此外,植物还可以通过叶黄素循环、光呼吸等方式消耗过剩光能,从而减轻光系统 II 反应中心的激发能压力,缓解光抑制^[7~11]。

鸢尾是我国的一种重要植物资源极,地理分布极为广泛,包括西南、西北和东北等各地均有分布;该物种能够适应各种复杂的光环境,从林下到全日照均有生长^[12,13]。因此,鸢尾目前被作为我国荒漠化地区植被恢复和城市绿化的重要物种。鸢尾植株叶片直立,剑形,长 20~50cm,宽 2~4cm,顶端渐尖,基部鞘形^[13],其叶片的一个显著特征是植株叶片均竖直的分布在同一平面上。这种特殊的植株形态,使得鸢尾植株的取向对光能捕获有重要影响。本研究探讨鸢尾不同取向的植株其光合特性是否相同,不同的叶片取向是否会通过影响光能截获进而影响其光抑制,在此基础上,阐述鸢尾适应强光环境的机制,进而揭示光适应性与其分布的可能关系。针对以上问题,以盆栽鸢尾为材料进行了细致的研究。

1 材料方法

1.1 材料种株

以德国鸢尾“常春黄(*Iris* ‘Lovely again’)”为试验材料。2007 年 3 月 27 日将已在温室中过渡生根 1 个月的组培苗上盆,每盆一株,盆的直径、高均为 21 cm,基质为园土 + 沙(体积比 3:1),同时加入缓效肥料(N:P:K = 9:14:19)^[14]。将苗置于普通日光大棚中缓苗,一个月后,当叶片数达 4 枚时,选取生长一致的组培苗移至露天环境,同时将植株按东西和南北两种取向分为两个处理,每处理 20 盆,随机区组排列。正常肥水管理 4 个月,进行相关指标的测定。

1.2 气体交换参数的测定

选择 8 月份晴朗的天气进行气体交换参数日变化的测定,随机选取植株,以中心叶两旁的成熟叶片为测定对象,用 CIRAS-2 便携式光合系统(PP-Systems, UK)分别原位测定东、西、南、北四个取向的叶片净光合速率(P_n)等参数,从 8:00~18:00 每隔 2 h 测定 1 次。同时,使用 CIRAS-2 便携式光合系统记录温度和光强的变化。

1.3 荧光参数的测定

选择晴朗的天气,在测定气体交换参数日变化的同时进行荧光参数的测定,从 8:00~18:00 每隔 2 h 测定 1 次。叶片暗适应 15min。使用 Handy-PEA 非调制式荧光仪(Hansatech, UK)测定 F_o 、 F_m 等荧光参数。初始荧光 F_o 在弱调制监测光下诱导产生,此时 PSII 反应中心全部处于开放状态。在 F_o 之后用强饱和脉冲光激发,使原初电子受体 Q_A 全部处于还原状态。此时测定得的荧光值称为最大荧光 F_m 。 F_v 为暗适应叶片的最大可变荧光,其值为 F_m 与 F_o 之差。根据以上荧光参数,计算 PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)^[5]。

1.4 叶绿体色素的测定

随机选取东西、南北两种取向的植株,在中心叶两旁的成熟叶片上用打孔器打取叶圆片,混匀,随机称取 0.2g 的叶圆片以 80% 丙酮 25ml 于暗处浸提 48 h,至叶片呈白色。其间每隔 12 h 左右取出振荡片刻,使色素均匀分布于丙酮溶液中。用分光光度计(UV-4800, USA)分别在 663,646nm 及 470nm 测定 OD 值,计算出叶绿素 a(Chl a),叶绿素 b(Chl b)及类胡萝卜素(Car)的含量^[15]。

1.5 反射光谱的测定

使用 UniSpec 光谱分析仪(PP-Systems, UK)分别测定东、西、南、北 4 个取向叶片在不同波长下的反射。先将植株暗适应 12h,然后用光谱仪在 100% 光强下测定其在不同波长时的叶片反射率,每分钟记录 1 次,共记录 15 次,计算光化学反射指数($PRI = (R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570})$),式中 R_{531} 、 R_{570} 分别表示波长在 531 和 570nm 时的反射率),用 ΔPRI 表示此过程中 PRI 的变化量^[16]。

1.6 植株倾斜角度的测定

试验中东西、南北两种取向的植株由于叶片光能截获的变化而发生一定程度的倾斜,以植株偏离垂直面的夹角作为衡量,即植株的倾斜角。使用量角器和直尺配合测定植株倾斜角。

以上每个试验至少重复 5 次。

2 结果分析

2.1 光强及温度的日变化

由于叶片取向的不同,一天中各取向叶片的光合有效辐射(PAR)差异明显(图 1 A)。东向的叶片 PAR 一天中的峰值出现在 8:00,南向、西向叶片的 PAR 峰值分别出现在 12:00 和 16:00,3 个取向叶片的峰值依次减小;北向的叶片由于一直处于背光面, PAR 值一直很低,且变化平缓。一天中大气温度(图 1 B)变化为单峰曲线,峰值出现在 14:00;叶片温度(图 1 C)与大气温度变化相近,但由于各叶片 PAR 不同而表现出一定的差异,东向、西向叶片的峰值出现在 12:00 和 16:00,南、北向叶片的峰值均出现在 14:00。

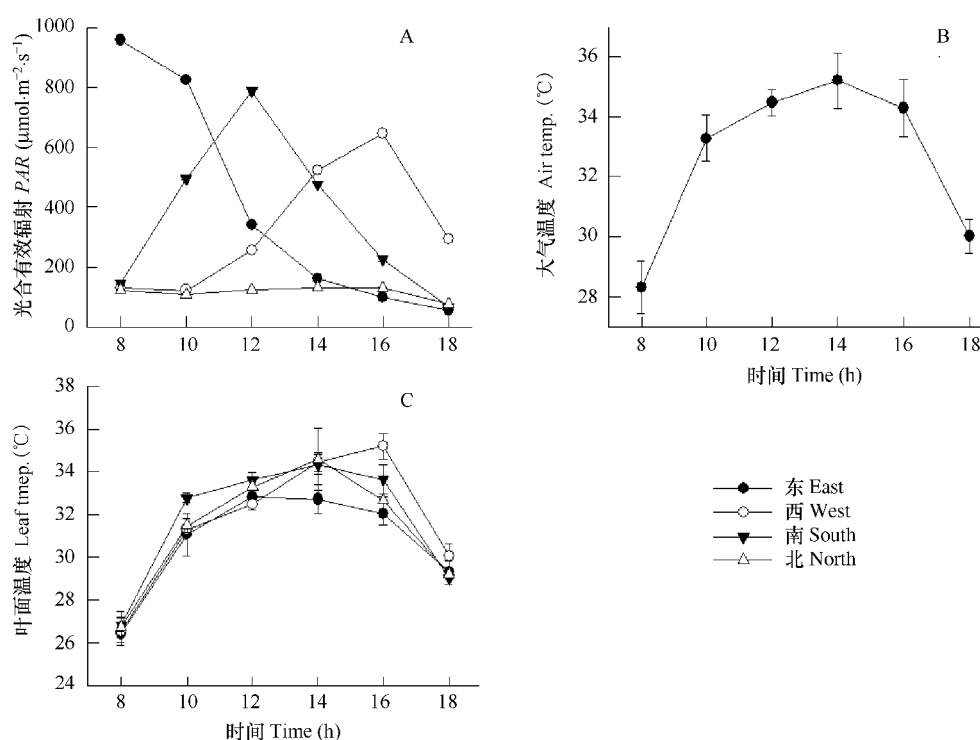


图 1 光合有效辐射(PAR)(A)、大气温度(Air Temp)(B)和叶片温度(Leaf Temp)(C)日变化

Fig. 1 Daily courses in photosynthetic active radiation (A), air temperature (B) and leaf temperature (C) in *Iris germanica* L. seedlings

2.2 不同取向叶片光合速率日变化曲线

由图 2 可以看出,各叶片取向植株 P_n 日变化曲线均为单峰型,东向的叶片峰值最高,最大值出现在 8:00 左右,随后逐渐降低;南向的叶片峰值出现在 10:00 ~ 12:00 之间;西向叶片出现峰值是在 16:00 左右;而北向叶片的 P_n 一直较低,其值上午大于下午,变化较平缓。

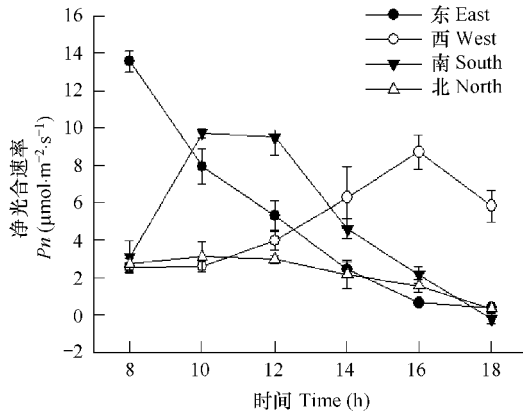


图 2 德国鸢尾不同取向叶片光合速率日变化曲线

Fig. 2 Diurnal variation in net photosynthetic rate (P_n) of *Iris germanica* L. leaves grown in different orientation

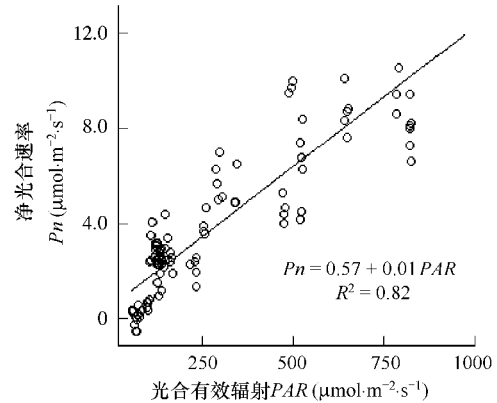


图 3 德国鸢尾净光合速率 P_n 与光合有效辐射 PAR 的相关性

Fig. 3 Response of P_n to PAR in *Iris germanica* L.

为了比较不同叶片取向在自然状态下的光合速率,试验中分别测定了鸢尾叶片两面的 P_n ,以叶片两面某一时刻的 P_n 之和表示该时刻叶片的总光合能力,并计算其一天的平均值,如表 1 所示,一天中东西取向叶片的光合速率要大于南北取向的叶片,且两者差异极显著。

表 1 德国鸢尾不同取向植株光合速率($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)日均值、色素含量(mg/g)、叶片倾角($^\circ$)比较

Table 1 The average net Photosynthetic rate (P_n), chloroplast pigments (mg/g), leaf orientation in *Iris germanica* L. leaves grown in different orientation

叶片取向 Leaf orientation	P_n ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)	Chl a	Chl b	Car	Chl a + Chl b	Chl a/ Chl b	Car/ (Chl a + Chl b)	叶片倾角 ($^\circ$)
东西 East and West	10.01 $\pm$ 0.415	0.495 $\pm$ 0.031	0.138 $\pm$ 0.009	0.138 $\pm$ 0.008	0.633 $\pm$ 0.039	3.600 $\pm$ 0.089	0.218 $\pm$ 0.001	3.00 $\pm$ 2.449
南北 South and North	6.92 $\pm$ 0.343	0.535 $\pm$ 0.026	0.146 $\pm$ 0.026	0.149 $\pm$ 0.008	0.681 $\pm$ 0.034	3.652 $\pm$ 0.045	0.219 $\pm$ 0.003	11.60 $\pm$ 2.408
差异显著性 Significance	* *	* *	*	*	*	NS	NS	* *

数据为平均值 $\pm$ 标准误, $n=5$, * 为 $p < 0.05$, NS 为无显著差异 Values are means $\pm$ SE, $n=5$, * : $p < 0.05$, NS: Non-significance

2.3 不同取向叶片的光抑制差异

PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 被认为是衡量光抑制程度的有效指标^[17,18]。试验中,经充分暗适应后,东、西、南、北 4 个取向叶片的 F_v/F_m 分别为 0.835 ± 0.008 、 0.830 ± 0.018 、 0.840 ± 0.010 、 0.835 ± 0.010 , 差异很小。自然状态下,各取向叶片 F_v/F_m 的日变化在某些时刻都略有降低,但下降幅度较小(图 4),表明各取向叶片都没有发生明显的光抑制。

2.4 不同取向叶片的色素含量差异

色素是光合作用的光敏催化剂,与光合作用密切相关,其含量和比例是植物适应环境的重要指标^[19]。如表 1 所示,南北取向植株中叶绿素(Chl a 和 Chl b)、类胡萝卜素(Car)含量均高于东西取向的植株。两种取向的植株在叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总量、以及类胡萝卜素含量的差异显著,而 Chl a/Chl b 以及 Car/(Chl a + Chl b) 差异不显著。

2.5 光化学反射指数(PRI)的变化

不同叶片取向初始时 PRI 值大小相近(图 5 A),但随着照光时间的延长,各曲线下调幅度出现变化。强光下 PRI 的下降表示一种光能利用率的下调。从图中可以看出在两种取向的植株中,其叶片东侧和南侧下调幅度较大,而西侧和北侧下调程度较轻(图 5 B)。有研究证明 ΔPRI (PRI 的变化量)可以表示叶片叶黄素库和脱环氧化程度的相对大小^[16],不同取向叶片叶黄素库和脱环氧化程度的相对大小依次为:东侧 > 南侧 > 西侧 > 北侧。

2.6 植株倾斜角度的测定

试验中不同取向处理的植株其叶片均发生了一定程度的倾斜。其中东西向的植株向西倾斜,南北向的植株向南倾斜,其倾斜角度如表 1 所示;东西向的植株倾

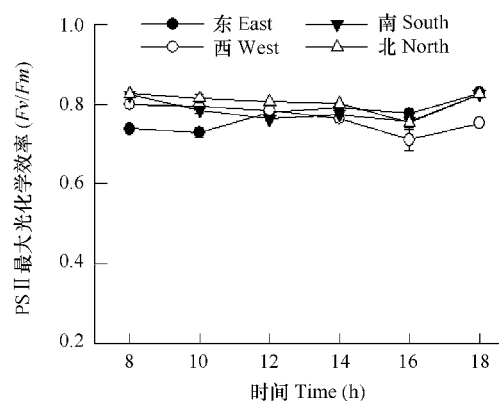


图 4 德国鸢尾各取向叶片的最大光化学效率(F_v/F_m)日变化
Fig. 4 Daily changes of the maximum efficiency of PS II photochemistry (F_v/F_m) in *Iris germanica* L. leaves grown in different orientation

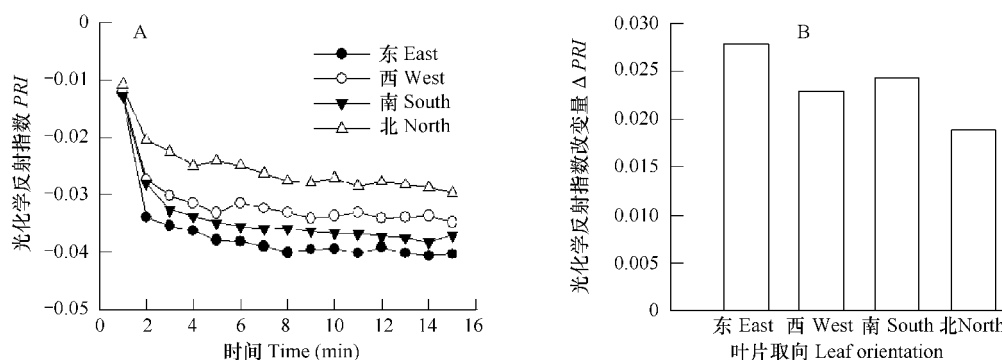


图 5 各取向叶片在 100% 光强下的叶黄素循环指标 PRI 变化

Fig. 5 Changes of photochemical reflectance index (ΔPRI) in *Iris germanica* L. leaves under 100% photosynthetic active radiation

斜相对较轻微,而南北向的植株倾斜较明显。因为植株倾斜角度的变化直接影响叶片光能截获,因此认为这可能是鸢尾躲避强光环境的一种适应。

3 讨论

3.1 叶片取向对碳同化的影响

在一天内,光合有效辐射(PAR)因太阳照射角度的变化而发生变化,同时,由于植株和叶片的取向不同,造成其一天内实际光能截获存在差异。以往在利用光合仪测定叶片的光合速率日进程时,出于可比性的考虑,大多数的叶片总是让其处于与太阳光垂直的位置。应该说叶片与太阳光这样不变的测定角度与实际叶子处于自然状态的叶位是不相符的^[20]。为了真实地反映实际中不同取向植株叶片的光合特性,试验中在植株气体交换参数测定时,尽可能保持植株叶片自然状态,该情况下所测得的光合有效辐射为叶片自然状态下所能截获的真实光合有效辐射。

在植株不同的叶片取向以及植株倾斜角度的共同作用下,植株叶片所处的光环境、叶片温度等环境因子存在明显的差异(图 1),进而影响了植株一天中的净光合速率 P_n 。各取向叶片 P_n 日变化曲线与其 PAR 曲线(图 1A)变化趋势相近,经检验 P_n 与 PAR 达极显著的线性相关(图 3);而 P_n 与叶片温度的相关系数只有 0.129,相关性不如光强。因此,本试验揭示东西取向的植株光、温条件更为适宜,故其 P_n 较高(图 1,表 1)。

3.2 叶片取向对光抑制的影响

光抑制实际上是指叶片吸收光能过剩条件下最大光化学效率的下降,严重的光抑制可以导致光合机构的

功能丧失和破坏^[9]。因此,任何有助于减少过剩光能产生的措施都能减轻光抑制^[21]。色素是植物捕获光能的主要功能蛋白,其变化可以在一定程度上反映光合机构对光强的响应^[11],强光下植物降低叶绿素含量是一种适应强光的保护策略^[22]。在本试验中,东西取向植株一天中所受的 *PAR* 较高,故其叶片中叶绿素含量较低(图 1,表 1),因此能够一定程度上减少光能吸收和避免产生过量激发能。同时,植物体也可以通过叶片运动(改变与入射光之间夹角)来减少对光的截获,从而减轻光抑制^[23]。南北取向的鸢尾植株通过明显的叶片倾斜(表 1),使入射光与植株趋于平行,减小光能截获,从而适应强光环境。

在强光下,各取向叶片的光化学反射指数 *PRI* 均有所下降,表明植株光能利用效率下调,强光下 PS II 的光化学效率下降是维持光能捕获、电子传递和碳同化平衡的一种重要调节机制^[9]。光化学效率的下调暗示过剩光能增加,为避免过剩光能大量生成活性氧伤害光合机构,植物在进化过程中形成了一系列耗散机制。其中,依赖叶黄素循环的热耗散是植物消耗过剩光能的重要方式之一^[11]。叶黄素循环包括 3 种组分:紫黄质(V)、环氧玉米黄质(A)和玉米黄质(Z)。在光下 V 脱环化经 A 形成 Z, A 和 Z 的含量与能量耗散成正相关^[11]。通过光谱学分析可以揭示植物叶黄素循环脱环氧化的相对变化。植株 ΔPRI 值高,说明叶黄素脱环氧化程度越大,植物依赖叶黄素循环的光保护能力越强^[23]。试验中叶片的 ΔPRI 值与光合有效辐射大小关系均为东侧 > 南侧 > 西侧 > 北侧(图 1,图 4),表明叶黄素循环在消耗过剩光能中起重要的作用。

3.3 强光适应性与地理分布的关系

实验中各取向叶片 *Fv/Fm* 的日变化下降幅度均较小(图 4),表明植株没有发生明显的光抑制和光破坏,同时也证明鸢尾能够很好的适应强光。大量研究揭示有些环境胁迫并不直接导致光合机构的伤害,尤其是光系统 II,如干旱、盐胁迫等^[24];实际上,光合机构的破坏是过剩激发能诱导生成过量活性氧而导致的伤害^[25,26]。因此,植物应对强光的能力很大程度上影响其环境适应性^[27]。本研究中由于鸢尾能够通过多种机制,如:叶片角度变化、增强叶黄素循环等适应强光,所以这可能是其能够具有广泛的地理分布并适应各种复杂生境的一个重要原因。

4 结论

本研究中,鸢尾叶片光合速率主要与实际光能截获有关;植株叶片取向和叶片倾斜导致光能截获减小,再加上光能利用率下调和叶黄素循环增强,这可能是不同取向叶片没有发生明显光抑制的重要原因。因此,有效减少光能截获以及缓解光抑制很可能与鸢尾的广普光适应性及较广的地理分布有关。

References:

- [1] Jiang C D, Gao H Y, Zou Q, *et al.* Photosynthetic characteristics and photoprotective mechanisms during leaf development of soybean plants grown in the field. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2004, 30(4): 428—434.
- [2] Björkman O, Demmig-Adams B. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: Schulze E D, Caldwell M M, eds. *Ecophysiology of photosynthesis*. Ecological studies 100. Springer, New York; Berlin Heidelberg, 1994. 17—47.
- [3] Müller P, Li X P, Niyogi K K. Non-Photochemical Quenching: A Response to Excess Light Energy. *Plant Physiol*, 2001, 125: 1558—1566.
- [4] Zhang S R, Gao R F. Light induces leaf orientation and chloroplast movements of hybrid poplar clones. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(1): 68—74.
- [5] Jiang C D, Gao H Y, Zou Q, *et al.* The co-operation of leaf orientation, photorespiration and thermal dissipation alleviate photoinhibition in young leaves of soybean plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(2): 319—325.
- [6] Jiang C D, Jiang G M, Wang X Z, *et al.* Increased photosynthetic activities and thermostability of photosystem II with leaf development of Elm seedlings (*Ulmus Punila*) probed by the fast fluorescence rise OJIP. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 58: 261—268.
- [7] Pandey D M, Kim K H, Kang, K H, *et al.* High irradiance effects on the xanthophyll cycle pigments and the activity of violaxanthin de-epoxidase in soybean callus. *Photosynthetica*, 2004, 42: 153—156.
- [8] Ramalho J C, Pons T L, Groeneveld H W, *et al.* Photosynthetic acclimation to high light conditions in mature leaves of *Coffea arabica* L.: role of xanthophyll, quenching mechanisms and nitrogen nutrition. *Journal Plant Physiol*, 2000, 27: 43—51.
- [9] Takahashi S, Bauwe H, Badger M. Impairment of the Photorespiratory Pathway Accelerates Photoinhibition of Photosystem II by Suppression of

- Repair But Not Acceleration of Damage Processes in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 2007, 144: 487—494.
- [10] Behera R K, Choudhury N K. High irradiance-induced changes in carotenoid composition and increase in non-photochemical quenching of Chl_a fluorescence in primary wheat leaves. *Journal Plant Physiol*, 2003, 160: 1141—1146.
- [11] Pandey D M, Kang K H, Yeo Y D. Effects of excessive photon on the photosynthetic pigments and violaxanthin de-epoxidase activity in the xanthophyll cycle of spinach leaf. *Plant Science*, 2005, 168: 161—166.
- [12] Guo J Y, Zhang J Z, Sun G F, *et al.* Advance of horticultural study of rhizomatous Irises. *Acta Horticulture Sinica*, 2006, 33(5): 1149—1156.
- [13] Flore of China Editing Committee of Chinese Academy of sciences. *Flora of China*. Volume 16(1). Beijing: Science Press, 1985. 134.
- [14] Pei H X, Shi L, Zhang J Z, *et al.* Effects of different photoperiods on flower bud differentiation and Photosynthesis in *Iris germanica* Royal touch: *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2006, 14(6): 477—481.
- [15] Zou Q. Experiment instruction of plant physiology and chemistry. Beijing: Chinese Agriculture Press, 1995.
- [16] Gamon J A, Surfus J S. Assessing leaf pigment content and activity with a reflect meter, *New Phytologist*, 1999, 143: 105—117.
- [17] George C P, Govindjee S. Advances in Photosynthesis and Respiration, Volume 19: 'Chlorophylla Fluorescence: A Signature of Photosynthesis', *Plant Science*, 2005, 83: 101—105.
- [18] Lichtenthaler H K, Babani F, Langsdorf G. Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity in sun and shade leaves of trees. *Photosynthesis Research*, 2007, 93: 235—244.
- [19] Liu Y Q, Sun X Y, Wang Y, *et al.* Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Urtica dioica*. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 8: 3457—3464.
- [20] XU Z, Li P M, Gao H Y, *et al.* Difference in diurnal variations of primary photochemical reactions in *Maize* leaves grown in different directions. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(8): 1375—1379.
- [21] Bertamini M, Nedunchezian N. Photoinhibition of photosynthesis in mature and young leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Plant Science*, 2003, 164: 635—644.
- [22] Wang B Y, Feng Y L. Effects of growth light intensities on photosynthesis in seedlings of two tropical rain forest species. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(1): 23—30.
- [23] Gamon J A, Serrano L, Surfus J S. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types and nutrient levels. *Oecologia*, 1997, 112: 492—501.
- [24] Ge J L, Shi L, Gu W B, *et al.* Photosynthetic characteristics and the regulation of photosystem II function in salt-stressed sweet sorghum seedlings. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(8): 1272—1278.
- [25] Quiles M J, López N I. Photoinhibition of photosystems I and II induced by exposure to high light intensity during oat plant growth. *Plant Science*, 2004, 166: 815—823.
- [26] Takahashi S, Bauwe H, Badger M. Impairment of the photorespiratory pathway accelerates photoinhibition of photosystem II by suppression of repair but not acceleration of damage processes in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 2007, 144: 487—494.
- [27] Niinemets Ü, Valladares F. Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradient: optimality and constraints. *Plant Biology*, 2004, 6: 254—268.

参考文献:

- [1] 姜闯道, 高辉远, 邹琦, 等. 田间大豆叶片成长过程中的光合特性及光破坏防御机制. *植物生理与分子生物学报*, 2004, 30(4): 428—434.
- [2] 张守仁, 高荣孚. 光诱导下杂种杨无性系叶角和叶绿体的运动. *生态学报*, 2001, 21(1): 68—74.
- [3] 姜闯道, 高辉远, 邹琦, 等. 叶角、光呼吸和热耗散协同作用减轻大豆幼叶光抑制. *生态学报*, 2005, 25(2): 319—325.
- [4] 郭晋燕, 张金政, 孙国峰, 等. 根茎鸢尾园艺学研究进展. *园艺学报*, 2006, 33(5): 1149—1156.
- [5] 中国科学院中国植物志编辑委员会. *中国植物志*. 第16卷第1分册. 北京: 科学出版社, 1985. 134.
- [6] 裴海霞, 石雷, 张金政, 等. 不同光周期对德国鸢尾 '*Royal touch*' 的花芽分化和光合作用的影响. *热带亚热带植物学报*, 2006, 14(6): 477—481.
- [7] 邹琦. *植物生理生化实验指导*. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [8] 刘悦秋, 孙向阳, 王勇, 等. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响. *生态学报*, 2007, 8: 3457—3464.
- [9] 许珍, 李鹏民, 高辉远, 等. 玉米不同取向叶片原初光化学反应日变化的差异. *作物学报*, 2007, 33(8): 1375—1379.
- [10] 王博轶, 冯玉龙. 生长环境光强对两种热带雨林树种幼苗光合作用的影响. *生态学报*, 2005, 25(1): 23—30.
- [11] 葛江丽, 石雷, 谷卫彬, 等. 盐胁迫条件下甜高粱幼苗的光合特性及光系统 II 功能调节. *作物学报*, 2007, 33(8): 1272—1278.